云 南 植 物 研 究 2006，28 (5)：529～533
Acta Botanica Yunnanica

分子标记所揭示的人工合成小麦与推广品种杂交后代中出现的新变异[*]

李 俊[1,2]，魏会廷[1,2]，彭正松[2]，卢宝荣[3]，杨武云[1**]

(1 四川省农科院作物研究所，四川 成都 610066；2 西华师范大学生命科学院，四川 南充 637002；
3 复旦大学生物多样性研究中心，上海 200433)

摘要：杂交和多倍化是小麦进化和遗传分化的重要途径，新变异的产生为人工选育小麦新品种提供了物质基础。本文选用了分布于小麦 A、B、D 基因组的 92 个 SSR 标记对硬粒小麦—节节麦人工合成小麦衍生材料川 W5436 (CW5436) 及其双亲人工合成小麦 Syn786 (♀) 和绵阳 26 (My26 (♂)) 进行了遗传分析，结果表明：人工合成小麦的各等位基因并不是按孟德尔遗传的规律传递到后代中；川 W5436 与双亲比较在 1 个 SSR 位点上发生了川 W5436 所特有的新变异，主要表现在新型 DNA 片段的增加，即 W5436 出现了双亲不具有的特殊条带。表明人工合成小麦与普通小麦杂交过程中通过人工选择的压力使双亲的遗传物质产生了偏态分离而且微卫星序列发生了改变。本文对杂交转育中 SSR 位点遗传分化在小麦进化中的作用等问题进行了讨论。

关键词：人工合成小麦；多倍化；选择压；微卫星 DNA；遗传分化；变异

中图分类号：Q 943 **文献标识码**：A **文章编号**：0253-2700(2006)05-529-05

New Variation Identified by SSR in a Wheat Variety Derived from Synthetic Hexaploid Wheat (*Triticum durum* × *Aegilops tauschii*)

LI Jun[1,2]，WEI Hui-Ting[1,2]，PENG Zheng-Song[2]，LU Bao-Rong[3]，YANG Wu-Yun[1**]

(1 *Crop Research Institute*，*Sichuan Academy of Agricultural Sciences*，Chengdu 610066，China；
2 *Life Science College*，*China West Normal University*，Nanchong 637002，China；
3 *Institute of Biodiversity Science*，*Fudan University*，Shanghai 200433，China)

Abstract: Hybridization and polyploidization are important ways for wheat to evolve and to genetically differentiate . Ninety two simple sequence repeat (SSR) molecular markers，which distributed in A，B，and D genomes，were used to perform genetic comparison between Chuan-W5436 (CW5436)，a new wheat variety，and its parents，synthetic hexaploid wheat Syn786 (♀) and common wheat Mianyang 26 (My26) (♂) . The results indicated that alleles were not genetically transmitted from parents (Syn786 (♀) crossed (My26) (♂)) to the progeny CW5436 as Mendelian proportions . A new variation on a SSR molecular marker loci with novel additive bands was observed in CW5436 but not found in its parents . It suggested that artificial selective stress was an important factor to promote the frequency of significant deviations of the expected allele，resulting in microsatellite sequences of the progeny changed . The affect of the genetic differentiation of SSR molecular marker loci that occurred in wheat crosses and gene transfer on the genetic evolu1tion of wheat was discussed .

Key words: Synthesized wheat；Polyploidization；Selective stress；Genetic differentiation；Simple sequence repeat (SSR) DNA；Variation

---

[*] 基金项目：本研究由国家自然科学基金 (30471061)，国家 863，国家科技攻关 (2004BA525B03)，科技部国际合作项目 (No . 2001CB711103)，农业部 948，四川省育种攻关、生物技术育种等项目资助

[**] 通讯作者：四川省农业科学院作物研究所，电话：02884504657，yangwuyun@yahoo.com.cn

收稿日期：2005-12-05，2006-04-29 接受发表

作者简介：李俊 (1979-) 女，硕士研究生，资源植物遗传学研究方向。

变异是生物界普遍存在的现象，在物种的进化过程中，可以不断产生随机的可遗传变异，这些变异可能通过选择的作用而被保留和固定下来，使物种的不同个体或群体产生分化，因此，变异（variation）是进化的源泉，选择是进化的动力。人类的遗传改良与育种工作实际上就是通过人类的干预，使被改良的物种产生快速的遗传变异供人类选择；在人工干预下植物发生的变异相当于生物物种几万年自然进化的结果，这种变异可以通过表型或基因型的的研究来分析（Ajmone 等，1998；James 等，2002）。杂交和多倍化是高等植物物种形成和进化的最重要的途径，小麦中普遍存在多倍化的现象，小麦的多倍化特别是异源多倍化是小麦多样性产生进化的重要途径。

重复序列是分子水平上研究物种起源和进化最有效手段之一（张学勇等，2000）。Zhang 等（2005）利用 SSR 分子标记对人工合成六倍体小麦的双亲，人工合成六倍体小麦及其回交后代进行了研究，发现人工合成六倍体小麦与其亲本存在很高比例的变异，这种变异在回交后代中是可以遗传的。吴先军等（1999）用 SSR 检测多倍体和二倍体杂交所得的早代稳定的后代，发现其后代产生很多非父非母的新位点。

1995 年，本课题组从 CIMMTY 引进了一份高抗条锈病“硬粒小麦—节节麦人工合成小麦”Syn786（Cerata/SQ-783），利用其与四川高产小麦绵阳 26 杂交回交，采用有限回交法育成了绵阳 26 高抗条锈改良系川 W5436。本文利用 SSR 标记从分子水平上分析了通过人工合成小麦育成的衍生系川 W5436 与双亲的异同，旨在分析来自不同亲本遗传物质的遗传和分离，并探索是否有新位点的产生，为小麦的遗传分化、进化问题以及在育种中的意义提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 供试材料

硬粒小麦—节节麦人工合成小麦 Syn786（Cerata/*Aegilops tauschii* 783）是由硬粒小麦（*Triticum durum*，2n = 28，AABB）Cerata 和节节麦（*Aegilops tauschii*，2n = 14，DD）SQ-783 杂交并染色体加倍获得，由国际玉米小麦改良中心（CIMMYT）Mujeeb-Kazi，A. 博士提供；经多年抗性鉴定，Syn786 对中国条锈病新小种 CYR30、31、32 表现为高抗到免疫。绵阳 26 为 90 年代四川主推品种，由绵阳市农科所选育，对条锈新小种 CYR30、31、32 表现为高感。川 W5436 是课题组于 1998～2003 年利用人工合成小麦 Syn786（♀）和 My26（♂）通过有限回交两次后，在 BC$_2$F$_1$ 群体中入选的一个抗条锈病单株，再通过单株系统选育出的遗传稳定品系（系谱为 Syn786/My26//My26/3/My26）；川 W5436 是对 CYR30、31、32 均表现高抗到免疫的新品种，2005 年已通过四川省审定定名为川麦 47。

1.2 DNA 提取

实验所用 DNA 来自 Syn786、My26、川 W5436 的幼嫩鲜叶片，用 CTAB 微量提取法获得，具体方法参照 Murray and Thompson（1980）的提取方法。

1.3 SSR 分析

1.3.1 SSR 引物 根据 Roder 等（1998）、Marion 等（1998）和 Pestsova 等（2000）发表的小麦分子标记连锁图，本试验共选用了小麦 A、B 和 D 染色体组的 92 对引物。引物由 Takara 合成，引物名称及其在染色体上的位置见表 1。

1.3.2 PCR 反应体系及程序 反应体积为 25 μl，包括 10×PCR Buffer，0.2 mM dNTPs，250 nM 引物，50～100 ngDNA，1UTaq 酶和无菌水。PCR 扩增程序：94℃预变性 3 mim，PCR 扩增包括 45 个循环，每个循环在 94℃变性 1 min，50℃、55℃和 60℃（以引物而定）复性 1 min，72℃延伸 2 min，循环结束后 72℃再延伸 10 min。

1.4 变性聚丙烯酰胺凝胶电泳和银染

聚丙烯酰胺凝胶浓度为 6%，每个点样孔内扩增产物的上样量为 8 μl。220 V 恒压条件下预电泳 20 min 后 400 V 恒压条件下电泳 1 h 后硝酸银染色。

1.5 实验结果处理

银染后的胶用保鲜膜盖上保存或者直接用数码相机照相分析。SSR 标记位点统计：根据双亲（Syn786 和 My26）PCR 产物的电泳结果（带型），分别确定双亲和川 W5436 的 SSR 标记位点基因型。

2 结果与分析

2.1 扩增效果

本文选用了位于 A、B 和 D 染色体组 21 条不同染色体上的 92 对 SSR 微卫星引物，对 Syn786、川 W5436、My26 进行比较分析，结果表明：92 对引物除了 3 对引物（Xwgm645-3D、456-6A、Xwdm86-7D）没有扩增出条带或条带不清晰外，其余 89 对引物均扩增出清晰条带。89 对引物共检测到 181 种基因型，每对引物位点平均检测到 2.03 种基因型。

表 1　92 对微卫星引物名称，所在染色体的位置

Table 1　The names and its chromosome location of the used 92 SSR primers

引物名称及所在染色体 Primer and Location	引物名称及所在染色体 Primer and Location	引物名称及所在染色体 Primer and Location	引物名称及所在染色体 Primer and Location	引物名称及所在染色体 Primer and Location
Xgwm99-1A（L）	Xgwm257-2B（S）	Xgwm183-3D（S）	Xgwm304-5A（S）	Xgwm626-6B（L）
Xgwm135-1A（L）	Xgwm526-2B（L）	Xgwm383-3D（L）	Xgwm234-5B（S）	Xgdm14-6D（S）
Xgwm136-1A（S）	Xgwm630-2B（S）	Xgwm645-3D（L）	Xgwm408-5B（L）	Xgdm98-6D（L）
Xgwm164-1A（L）	Xgdm6-2D（L）	Xgwm4-4A（S）	Xgwm499-5B（L）	Xgdm108-6D（S）
Xgwm259-1B（L）	Xgdm87-2D（L）	Xgwm160-4A（L）	Xgwm540-5B（S）	Xgwm469-6D（S）
Xgwm498-1B（L）	Xgwm261-2D（S）	Xgwm601-4A（S）	Xgdm116-5D（L）	Xgwm60-7A（S）
Xgwm550-1B（S）	Xgwm320-2D（L）	Xgwm637-4A（L）	Xgdm118-5D（L）	Xgwm276-7A（L）
Xgwm582-1B（S）	Xgwm539-2D（L）	Xgwm107-4B（L）	Xgwm182-5D（L）	Xgwm43-7B（S）
Xgwm106-1D（S）	Xgwm5-3A（Centromere）	Xgwm149-4B（L）	Xgwm192-5D（S）	Xgwm46-7B（S）
Xgdm111-1D（L）	Xgwm155-3A（L）	Xgwm368-4B（S）	Xgwm583-5D（L）	Xgwm344-7B（L）
Xgdm126-1D（L）	Xgwm369-3A（S）	Xgwm538-4B（L）	Xgwm169-6A（L）	Xgwm611-7B（L）
Xgwm232-1D（L）	Xgwm391-3A（L）	Xgdm125-4D（L）	Xgwm334-6A（S）	Xgwm44-7D（Centromere）
Xgwm337-1D（S）	Xgwm108-3B（L）	Xgdm129-4D（S）	Xgwm459-6A（S）	Xgdm67-7D（L）
Xgwm642-1D（L）	Xgwm299-3B（S）	Xgwm194-4D（L）	Xgwm494-6A（Centromere）	Xgdm86-7D（S）
Xgwm328-2A（L）	Xgwm285-3B（S）	Xgwm609-4D（L）	Xgwm570-6A（L）	Xgdm130-7D（S）
Xgwm356-2A（L）	Xgwm493-3B（S）	Xgwm126-5A（L）	Xgwm193-6B（S）	Xgwm428-7D（L）
Xgwm359-2A（S）	Xgwm547-3B（L）	Xgwm186-5A（L）	Xgwm219-6B（L）	Xgwm437-7D（L）
Xgwm636-2A（S）	Xgdm38-3D（L）	Xgwm293-5A（S）	Xgwm518-6B（S）	Xgwm11-1B（S）
Xgwm120-2B（L）	Xgwm161-3D（S）			

2.2　双亲人工合成小麦 Syn786 与 My26 比较

利用筛选出的 89 对 SSR 引物将双亲 Syn786 和 My26 的 PCR 产物电泳图谱进行比较，发现双亲 SSR 各位点基因型的差异很大，在 89 个 SSR 标记位点中，除 9 个位点（Xgwm540-5B，Xgwm234-5B，Xgdm38-3D，Xgwm583-3D，Xgwm183-3D，Xgwm494-6A，Xgwm518-6B，Xgwm102-2D，Xgwm116-5D）两个材料无多态性（基因型一致），其余 80 个位点（占 89.89%）都具多态性。这一结果表明人工合成小麦 Syn786 与 My26 的遗传基础差异很大，因此，Syn786 可以作为丰富栽培小麦遗传基础的重要基因资源。

2.3　川 W5436 与双亲（Syn786，My26）比较

将川 W5436 与双亲进行比较，80 对引物的扩增结果可以将川 W5436 分为 4 种类型（表 2、3 所示）：类型 I，川 W5436 在 3 个 SSR 标记位点上与亲本人工合成小麦 Syn786 的基因型一致，占总位点（引物对）的 3.37%；类型 II，川 W5436 在 74 个 SSR 标记位点与轮回亲本 My26 基因型一致，占总位点的百分率为 83.15%；类型 III，杂合型，即在 2 个 SSR 标记位点川 W5436 具有双亲杂合的基因型；类型 IV，变异类型，在 1 个 SSR 标记位点（Xgwm285-3B）既不同 Syn786 又不同于 My26，在双亲杂合型的基础上出现了新的 SSR 带纹，可能在这 1 个位点发生了新的遗传变异（图 1）。

表 2　川 W5436、Syn786、My26 扩增产物电泳带型的三种类型及其所占比例

Table 2　The types and proportion of SSR amplified products of CW5436，Syn786 and My26

川 W5436 类型 Chuan-W5436 types	位点(引物)名称 Loci(primer) name	位点数 Loci number
类型 I	Xgwm15，Xgwm11-1B，Xgdm108-6D	3
类型 II	Xgwm547-3B，Xgwm186-5A，Xgwm99-1A，Xgwm193-6B，Xgwm383-3D，Xgdm111-1D 等	74
类型 III	Xgwm636-2A，Xgwm299-3B	2
类型 IV	Xgwm285-3B	1

注：类型 I，♀型；类型 II，♂型；类型 III，杂合型；类型 IV：变异。

Note：Type 1，♀type；type 2，♂type；type 3，heterozygote，type 4，the new loci（variation）.

3　讨论

本实验通过对 Syn786、My26 进行 SSR 分子标记比较，89 对引物中有 80 对引物表现出差异，约占 89.89%，表明人工合成小麦 Syn786 和绵阳 26 遗传差异很大。人工合成小麦是四倍体小麦与二倍体小麦杂交染色体加倍后形成的重要育种桥梁材料，综合了四倍体小麦（AABB）与节节麦双亲的优良性状，其遗传变异类型丰富，

有利于丰富普通小麦的遗传多样性 (Mujeeb 等, 1995)。Ma 等 (1995 a, b) 和兰秀锦 (2005) 报道人工合成小麦有利于丰富普通小麦的遗传多样性和改良现代小麦。本实验通过 SSR 分子标记也得到了和前人同样的结论：人工合成小麦和普通小麦的基因型存在很大的差异，人工合成小麦可以用来丰富现代小麦的遗传多样性，改良现代小麦的农艺性状。

表 3 回交后代川 W5436 双亲位点分布

Table 3 Distribution of the parents SSR locus in CW5436

	Syn786 (AA)	杂合型 (Aa) Heterozygosity	绵阳 26 (aa) Mianyang26	变异 Variation	X^2 检验 X^2 test
理论值 Expected ratio (%)	6.25	12.5	81.25	0	9.75
观察值 Observational ratio (%)	3.37	2.25	83.15	1.12	

注：$X^2_{0.05} = 5.991$

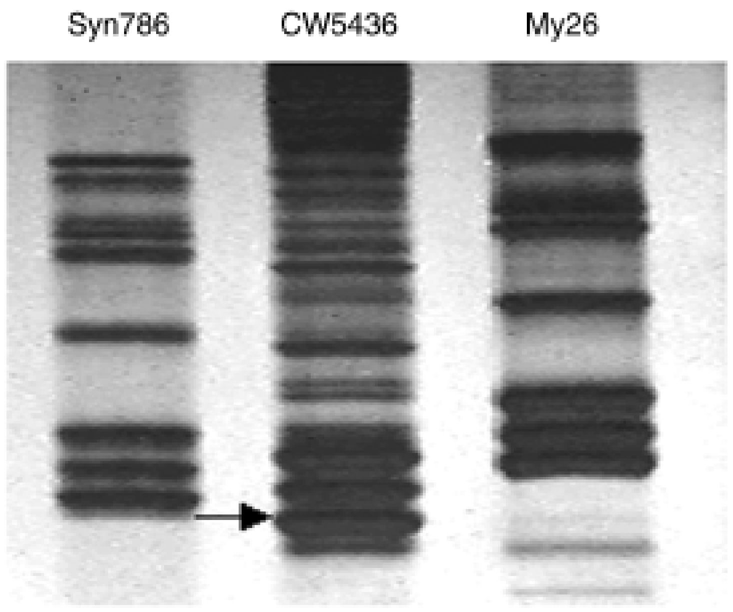

图 1 SSR 标记引物 Xgwm285 对三种材料 Syn786，川 W5436 和 My26 的扩增结果。箭头所示为变异的 SSR 带纹

Fig. 1 Amplification patterns of Syn786, CW5436 and My26 using two SSR marker Xgwm285. Arrows indicated the new DNA bands

川 W5436，是用来自 CIMMYT 的人工合成小麦 Syn786 和四川推广品种 My26 通过有性杂交和回交两次后选育出的，从理论上分析川 W5436 应该出现与亲本 Syn786 相同的基因型，与轮回亲本 My26 相同的基因型，及双亲杂合的基因型 (同时具有双亲基因型) 3 种类型；且川 W5436 的遗传背景中应该占有 6.25% 人工合成小麦 Syn786 的纯和基因型，81.25% My26 的纯和基因型和 12.5% 的杂合基因型 (表 3)。本实验利用 SSR 标记位点分析已表明，川 W5436 遗传背景中杂合基因型为 2.25%，远远低于理论值；对川 W5436 遗传背景中的各种基因型进行 X^2 测验 ($9.75 > X^2 = 5.991$)，不符合孟德尔遗传规律。Zhang 等 (2005) 在利用人工合成六倍体小麦改良 CIMMIYT 小麦遗传材料中也发现类似结果。由此说明，在人工合成小麦 Syn786 开展杂交和回交转育过程中，由于人为对回交群体进行抗条锈病和农艺性状的选择，对回交群体形成一定的选择压，使得人工合成小麦的各等位基因并不是按孟德尔遗传的规律传递到后代中。

本研究在 80 个有多态性的 SSR 位点中检测到 1 个 SSR 位点产生了新变异，其变异的频率为 1.12%，比自然突变的频率 (10^{-5}～10^{-6}) 大很多。这一结果说明在人工育种过程中，新亲本材料的引入 (人工合成小麦) 以及人工选择压力的强度，不仅造成性状的偏态传递而且还导致新的突变，其频率远远大于自然选择中产生的突变，这就加快了小麦进化的进程和小麦育种效率的大大增加。

张连全等 (2004) 利用 SSR 标记比较了新合成的六倍体小麦与其双亲四倍体小麦和节节麦位于 D 染色体组不同染色体臂上特异性引物微卫星位点的变化特点，发现微卫星的侧翼序列发生了变化，导致合成的六倍体小麦出现了供体物种 (四倍体小麦、节节麦) 所没有的新带纹或供体物种的特有带纹消失等现象。他们并证实微卫星侧翼序列的变化发生在小麦异源多倍体化的早期 (杂交代 F1 或加倍代 S1)，而在合成的六倍体小麦 S1 (ABD) 自交繁殖到 S2 (AABBDD) 代的单株，未检测到 SSR 位点变化，并进一步说明六倍体小麦经合成后其遗传基础稳定、不容易在分子水平上发生变异。然而，本实验发现在利用人工合成小麦与普通小麦杂交、回交的后代中同样存在 SSR 标记位点的变异，即在异源六倍体化以后，再利用人工合成中进行遗传转育的过程中也会发生分子水平上的分化；这种在小麦异源六

倍体化以后，小麦间杂交后产生的遗传分化可能是促进小麦遗传进化的另一条重要途径。

〔参 考 文 献〕

张连全，刘登才，颜泽洪等，2004．在六倍体小麦的异源多倍化起为卫星侧翼序列迅速发生了改变［J］．中国科学 C 辑，生命科学，**34**（2）：121—128

Ajmone-Marsan P，Castiglioni P，Fusari F，*et al*，1998．Genetic diversity and its relationship to hybrid performance in maize as revealed by RFLP and AFLP markers［J］．*Theor Appl Genet*，**96**：219—227

Diaby M，Casler MD，2003．RAPD marker variation among smooth bromegrass cultivars［J］．*Crop Sci*，**43**：1538—1547

James G．Gethi，Joanne A，*et al*，2002．SSR variation in important U．S．maize inbred lines［J］．*Crop Sci*，**42**：951—957

Lan XJ（兰秀锦），2005．Artificially synthesized wheat RSP and its pre-harvest sprouting tolerance derived from *Aegilops tauschii* Cosson［D］．Chengdu：Agronomy College of Sichuan Agricultural University，the Degree of Doctor of Philosophy，54—65

Mujeeb-Kazi A，Riera-Lizarazu O，William MDHM，1995．Production of polyhaploid wheat plants using maize and *Tripsacum*［A］．In：Mujeeb-Kazi A，Hettel GP（eds．），Utilizing Wild Grass Biodiversity in Wheat Improvement：15 Years of Wide Cross Research at CIMMYT［M］．Mexico：CIMMYT Research Report No．2，47—65

Ma H，Singh RP，Mujeeb-Kazi A，1995a．Resistance to stripe rust in *Triticum turgidum*，*T．tauschii* and their synthetic hexaploids［J］．*Euphytica*，**82**：117—124

Ma H，Singh RP，Mujeeb-Kazi A，1995b．Suppression expression resistance to stripe rust in synthetic hexaploid wheat（*Tritium turgidum*× *T．tauschii*）［J］．*Euphytica*，**83**：87—93

Marion S，Roder，Victor Korzun，1998．A microsatellite map of wheat［J］．*Genetics*，**149**：2007—2023

Mujeeb-Kazi A，Rosas V，Roldan S，1996．Conservation of the genetic variation of *Triticum tauschii*（Coss．）Schmalh．（*Aegilops squarrosa* auct．non L．）in synthetic hexaploid wheats（*T．turgidum* L．S．lat．× *T．tauschii*；2n＝6x＝42，AABBDD）and its potential utilization for wheat improvement［J］．*Genetic Resources and Crop Evolution*，**43**：129—134

Murray MG，Thompson WF，1980．Rapid isolation of high molecular weight plant DNA［J］．*Nucleic Acids Research*，**8**：4321—4325

Pestsova E，Ganal MW，Roder MS，2000．Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat［J］．*Genome*，**43**：689—697

Roder MS，Korzun V，Wendehake K，*et al*，1998．A microsatellite map of wheat［J］．*Genetics*，**149**：2007—2023

Wu XJ（吴先军），Wang XD（汪旭东），Zhou KD（周开达），*et al*，1999．A non segregation F2 population derived from the cross of triploid×diploid in rice［J］．*Acta Bot Sin*（植物学报），**41**（10）：1067—1071

Zhang XY（张学勇），Li DY（李大勇），2000．Repetitive DNA Sequences in wheat and its relatives［J］．*Scientia Agricultura Sinica*（中国农业科学），**33**（5）：1—7

Zhang Pingzhi，Dreisigacker S，Melchinger AE，*et al*，2005．Quantifying novel sequence variation and selective advantage in synthetic hexaploid wheats and their backcross-derived lines using SSR markers［J］．*Molecular Breeding*，**15**：1—10

*　*　*　*　*　*　*　*　*　*　*　*　*　*　*

《世界科学技术—中医药现代化》2007 年征稿征订启事

《世界科学技术—中医药现代化》是一本反映我国中医药现代化理论和实践的最新科学研究成果，探索多学科理论和技术在中医药领域的现代应用，为本领域前沿科学工作者提供学术研讨平台，为相关企业提供新技术资源的专业性学术期刊，2005 年获得科技部中国科技核心期刊认证，同时被中国科技论文统计源期刊、《中文科技期刊数据库》、CAJ-CD、CNKI、CMCC 等收录。

主要内容：前沿科学发展和交叉学科探索，国家中药现代化国际化科技目标、战略和政策，最新的技术成果和进展，国际规范与世界科技动向，新思路新方法，中国传统药物研究现状、成果、优势和发展趋势等。

杂志以营造创新氛围，孕育优秀科学家和杰出科学成就为根本任务，注重中医药学科与其它自然科学学科在研究思路方面的衔接与结合，是汇聚新兴交叉学科和创新思路的理想讲台。

本刊为双月刊，ISSN1003—1898　CN11—1733 N　邮发代号：2-534，每期定价 25 元，全年定价 150 元。

地址：北京市海淀区中关村东路 55 号中科院基础园思源楼 5 层　　邮编：100080
电话：010-62616352，62652762（FAX）　　网址：www.wst.ac.cn　　E-mail：wst@casipm.ac.cn

资讯

顽拗性种子研究

Roberts（1973）根据种子的贮藏行为把种子分为正常性种子和顽拗性种子，Ellis（1990）等认为在这两者之间还存在中间类型即中间型种子。种子的顽拗性是一个数量性状，具有连续性：分为低度顽拗性种子、中度顽拗性种子、高度顽拗性种子。具顽拗性种子的植物主要来自两类：一类为水生植物，如：茭白、菱等；另一类主要是具大粒种子的多年生木本，包括热带作物，热带水果，热带林木，如：可可，红毛丹等。

顽拗性种子通常不经过脱水干燥，在脱离母体时通常含有大量的水分，存在胎萌现象。同时对水分的缺失存在高敏感性，目前学术界对顽拗性种子脱水导致死亡的机理还不是很清楚，存在两种假说。

正常性种子通常在干燥低温状态下可以长期贮藏；而顽拗性种子在贮藏中忌干燥和低温，因此顽拗性种子的储藏条件不能使用对正常性种子的方式，研究人员对此也作了大量研究。

专类国际期刊：

《Seed Science and Technology》种子科学与技术：由国际种子测试协会（ISTA）出版。创刊于1973年，是1921年创办的《*Proceedings of the International Seed Testing Association*》的替换继续。每年出一卷，每卷三期。ISSN：0251－0952。该刊内容包括生产、取样、测试、储存、处理、分布以及种子质量的技术控制相关研究与进展等。　网址：http://www．seedtest．org/SST/istajou．cfm5

《Seed Science Research》种子科学研究：国际种子科学学会的一本官方期刊，创刊于1990年，每年出版一卷，每卷四期。ISSN：0960－2585。该刊侧重于种子生理学、生物化学、分子生物学与生态学的研究。主要涵盖种子及胚胎发育、种子生物技术、成熟、休眠、萌芽、发育能力、寿命、活力、化学与结构防卫、保留动员、生态生理学、种子土壤与土壤动物的相互作用。　网址：http://www．cabi-publishing．org/Journals．asp？SubjectArea＝&PID＝24

专题书籍：

程红焱，姜孝成，龙春林，2005．《种子生物学研究指南》，科学出版社
傅家瑞，1985．《种子生理》，科学出版社
傅家瑞，宋松泉，2004．《顽拗性种子生物学》，中国科学文化业出版社
郑光华，2004．《种子生理研究》，科学出版社

主题文献：

1．傅家瑞，1988．顽拗型种子的贮藏及种质保存问题．种子，3：51－53．

2．傅家瑞，1991．顽拗性种子．植物生理学通讯，27（6）：402－406．

3．文彬，兰芹英，何惠英，2002．光、温度和土壤水分对坡垒种子萌发的影响．热带亚热带植物学报，10（3）

4．杨期和，尹小娟，叶万辉等，2006．顽拗型种子的生物学特性及种子顽拗性的进化．生态学杂志，25（1）

5．Berjak P，Pammenter NW，Vertucci C，1992．Homoiohydrous（Recalcitrant）Seeds Developmental Status，Desiccation Sensitivity and the State of Water in Axes of *Landolphia Kirkii* Dyer．*Planta*，186（2）：249－261．

6．Kps Chandel，Chaudhury R，Radhamani J，*et al*．，1995．Desiccation and Freezing Sensitivity in Recalcitrant Seeds Of Tea，Cocoa And Jackfruit．*Annals of Botany*，76（5）：443－450．

7．Daws MI，Garwood NC，Pritchard HW，2005．Traits of recalcitrant seeds in a semi-deciduous tropical forest in Panama：some ecological implications．*Functional Ecology*，19（5）：874－885．

8．Ellis RH，Hong TD，Roberts EH，1990．An intermediate category of seed storage behaviour *I*．*Coffee*．*Journal of Experimental Botany*，4l：ll67－1174．

9．Farnsworth EA．，2000．The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds．*Annual Review of Ecology and Systematics*，31：107－138．

10．Farrant JM，Pammenter NW，Berjak P，1992．Development of the Recalcitrant（Homoiohydrous）Seeds of Avicennia-Marina-Anatomical，Ultrastructural and Biochemical Events Associated With Development from Histodifferentiation to Maturation．*Annals of Botany*，70（1）：75－86．

11．Farrant JM，Pammenter NW，Beriak P，*et a*1．，1996．Presence of dehydrin-like proteins and levels of abscisic acid in recalcitrant

〔下转558页〕